О НАЛИЧИИ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ СКЛЕРИТОВ НА ПРИКРЕПИТЕЛЬНОМ ДИСКЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА ENCOTYLLABINAE (MONOGENEA: CAPSALIDAE)

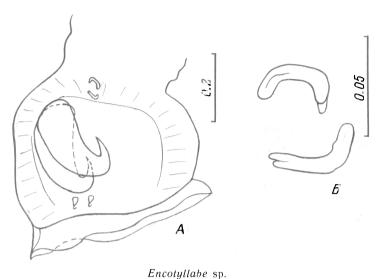
Т. А. Тимофеева

На прикрепительном диске половозрелого экземпляра *Encotyllabe* sp. обнаружены дополнительные склериты, ранее никогда не отмечавшиеся у представителей Encotyllabinae. Эта находка рассматривается как случайное сохранение структур, в норме резорбирующихся у взрослых форм. Обсуждаются филогенетическое значение дополнительных склеритов в эволюции капсалид и случаи их вторичного исчезновения.

Наличие дополнительных склеритов является важной апоморфной чертой сем. Capsalidae Baird, 1853 (Тимофеева, 1990). Только у представителей этого семейства кроме двух пар срединных крючьев, располагающихся в задней половине диска, в центре его находится еще одна пара склеротизированных структур. Поэтому считалось, что капсалиды обладают тремя парами срединных крючьев, а не двумя, как все остальные моногенеи. В 1963 г. Ллевеллин (Llewellyn, 1963) предложил называть первую центральную пару крючьев капсалид дополнительными склеритами в отличие от истинных срединных крючьев — хамулей. По мнению Кирна (Kearn, 1963), дополнительные склериты капсалид являются видоизмененными краевыми крючьями І, которые на ранних стадиях эмбриогенеза как бы отстают в росте от остальных пар краевых крючьев и задерживаются в центральной части диска. На более поздних стадиях эмбриогенеза и постэмбрионального развития из них формируются дополнительные склериты, взаимодействующие с передними хамулями при прикреплении блюдцеобразного диска капсалид к субстрату. Эта гипотеза хорошо увязывается с такими особенностями капсалид, как наличие дополнительных склеритов и расположение между хамулями только одной пары краевых крючьев, а не двух, как это характерно для подавляющего большинства моногеней. На последнее обстоятельство первым обратил внимание еще Быховский (1957) при сравнении дисков капсалид и монокотилид. Дополнительные склериты закладываются всегда в эмбриогенезе и имеются у всех изученных к настоящему времени личинок капсалид. Формирование срединных крючьев происходит в большинстве случаев значительно позднее. У представителей ряда родов и подсемейств они вообще отсутствуют.

Для подавляющего числа капсалид наличие дополнительных склеритов — несомненный факт. Однако до настоящего времени эти образования никогда не отмечались у представителей подсем. Епсоtyllabinae Monticelli, 1892. Все виды данного подсемейства характеризуются наличием своеобразного колоколовидного прикрепительного диска, сидящего на длинном мускулистом стебельке. Диск лишен септ, имеет хорошо выраженную краевую мембрану и вооружен 14 краевыми и 2 парами срединных крючьев. Передние хамули, крупные и мощные, имеют сходную форму и размеры у всех представителей подсемейства. Ни у одного из описанных видов Encotyllabe и Alloencotyllabe никаких других склеротизированных структур на диске не отмечали (Sproston, 1946; Yamaguti, 1963; Noble, 1966; Лебедев, 1967; Khalil, Abdul-Salam, 1988, и др.).

В коллекции моногеней Зоологического института РАН имеются 2 экз. *Encotyllabe* sp., собранных Быховским и Нагибиной с жабр *Pomadasys argenteus* у берегов о. Хайнань. У одного



A — прикрепительный диск; B — дополнительные склериты.

из червей (№ 6745) на дне колоколовидного диска мы обнаружили пару склеротизированных структур, размером 0.037-0.039 мм (см. рисунок). Они имеют вид слегка изогнутых скобочек с раздвоенным концом. Последнее характерно для дополнительных склеритов капсалид, так как именно в этой выемке проходит сухожильная связка (Kearn, 1964; Williams e. a., 1973). Гомологичность данных структур дополнительным склеритам остальных капсалид у нас не вызывает сомнений. У другого экземпляра этого же вида (№ 6746) подобные образования на диске отсутствуют. Внимательнейшее исследование всех имеющихся в коллекции представителей рода Encotyllabe на предмет обнаружения дополнительных склеритов также дало отрицательный результат. По нашему мнению, сохранение дополнительных склеритов у половозрелых форм Encotyllabe является своего рода атавизмом. В норме эти структуры резорбируются во время постэмбрионального развития. К сожалению, в литературе отсутствуют какие-либо данные о личинках или начальных стадиях развития представителей Encotyllabinae. Мы, однако, уверены, что у онкомирацидиев Encotyllabe дополнительные склериты обязательно присутствуют и сохраняются на первых этапах постэмбрионального периода. Резорбция этих структур происходит в связи с преобразованием уплощенного личиночного диска в глубокую колоколовидную присоску с мощными мышечными стенками и кольцевым валиком.

По-видимому, резорбция склеротизированных структур диска не такое уж редкое явление для капсалид. Так, недавно был описан новый вид *Trochopus antigonae* (Егорова, Коротаева, 1990), у взрослых экземпляров которого на диске отсутствовали какие-либо склеротизированные образования. В то же время у одного молодого экземпляра этого вида (диаметр диска почти в 3 раза меньше, чем у половозрелых форм) все три пары срединных крючьев присутствовали, а септы еще не были сформированы. По мнению авторов статьи, у *T. antigonae* на более поздних стадиях развития происходит резорбция склеротизированных структур в связи с изменением способа прикрепления паразита к жабрам хозяина.

Признаки деградации передних хамулей и дополнительных склеритов были отмечены нами у Pseudobenedeniella branchiale (Тимофеева и др., 1988). Этот вид прикрепляется к жабрам хозяина, защемляя их края сложенным пополам прикрепительным диском. При таком способе прикрепления дополнительные склериты и передние хамули утрачивают свои функции, уменьшаются в размерах и приобретают вид неправильных палочковидных образований, тогда как у представителей близкого им рода Pseudobenedenia эти структуры хорошо развиты и играют важную роль в прикреплении уплощенного блюдцевидного диска к коже хозяев (Williams e. a., 1973). По-видимому, нечто похожее произошло с Pseudonitzschia uku, на прикрепительном диске которой также отсутствуют какие-либо склеротизированные структуры (Yamaguti,

1965, 1968). По очертанию мощного мышечного ободка диска можно предположить, что этот вид также использует его в качестве защемляющего аппарата.

Таким образом, все случаи полной или частичной редукции дополнительных склеритов и срединных крючьев капсалид связаны с изменением их способа прикрепления. Исходный тип прикрепления для этого семейства — это присасывание уплощенного блюдцевидного диска к относительно гладким поверхностям с одновременным защемлением тканей между передними хамулями и дополнительными склеритами. Подробное описание морфологии и функционирования такого рода дисков рассмотрено на примере Entobdella soleae и Pseudobenedenia nototheniae (Kearn, 1964; Williams e. a., 1973). У Encotyllabinae диск действует как глубокая мощная присоска, при этом мягкие ткани, втянутые в нее, защемляются крупными передними хамулями, острия которых направлены в центр диска. При таком способе прикрепления дополнительные склериты, лежащие на самом дне глубокой колоколовидной присоски, оказываются не у дел и резорбируются. Однако на ранних стадиях развития эти структуры, важные для понимания филогении капсалид, вероятно, имеются, что и подтверждается их случайным сохранением у одной из взрослых особей этой группы.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Егорова Т. П., Коротаева В. Д. Новые моногенеи Trochopus antigonae sp. nov. от рыб Южно-Китайского моря // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 5. С. 442—446.
- Лебедев Б. И. Два новых вида моногеней из рода Encotyllabe Diesing, 1850 от окунеобразных пелагических рыб Новозеландско-Австралийского шельфа // Паразитология. вып. 6. С. 529—534. Тимофеева Т. А. Филогенетические отношения капсалид и дионхид и положение последних
- в системе моногеней (Monogenea, Monopisthocotylea) // Исследования систематики и морфологии свободноживущих и паразитических плоских червей. Л.: изд. ЗИН РАН, 1990. С. 3—16 (Тр. ЗИН РАН. Т. 221).
- Тимофеева Т. А., Гаевская А. В., Ковалева А. А. Капсалиды рыб Атлантического сектора Антарктики и Субантарктики (Monogenea, Capsalidae) // Систематика, фаунистика, морфология паразитических организмов. Л.: изд. ЗИН РАН, 1987. С. 78—93 (Тр. ЗИН РАН.

- T. 161).
 Kearn G. C. The egg, oncomiracidium and larval development of Entobdella soleae, a monogenean skin parasite of the common sole // Parasitology. 1963. Vol. 53, № 3/4. P. 435—447.
 Kearn G. C. The attachment of the monogenean Entobdella soleae to the skin of the common sole. // Parasitology. 1964. Vol. 54, № 2. P. 327—335.
 Khalil L. F., Abdul-Salam J. B. The subfamily Encotyllabinae (Monogenea: Capsalidae) with the description of the Alloencotyllabe caranxi n. g., n. sp. and Encotyllabe kuwaitensis n. sp. // Systemat. Parasitol. 1988. Vol. 11, № 2. P. 139—150.
 Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advances in Parasitology.
- Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advances in Parasitology.

- Liewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advances in Parasitology. 1963. Vol. 1 P. 287—326.

 Noble E. The genus Encotyllabe (class Trematoda) with a description of a new species // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1966. Vol. 85, N 1. P. 144—151.

 Sproston N. G. A synopsis of the monogenetic trematodes / Trans. Zool. Soc. Lond. 1946. Vol. 24, N 4. P. 185—600.

 Williams I. C., Ellis C., Spaull V. W. The structure and mode of action of the posterior adhesive organ of Pseudobenedenia nototheniae Johnston, 1931 (Monogenea: Capsaloidea) // Parasitology 1973, Vol. 66, N 3, D 473, 485
- Parasitology. 1973. Vol. 66, N 3. P. 473—485. a g u t i S. Systema helminthum. Vol. IV. Monogenea and Aspidocotylea. Interscience Publishers. N. Y. 1963. 609 p.
- Yamaguti S. New monogenetic trematodes from Hawaiian fishes, I // Pacif. Sci. 1965. Vol. 19, N 1. P. 55—95.
- Yamaguti S. Monogenetic Trematodes of Hawaiian Fishes. University of Hawaii Press. Honolulu. 1968. 287 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 28. 10. 1991

ACCESSORY SCLERITES ON THE HAPTOR OF ENCOTYLLABINAE (MONOGENEA: CAPSALIDAE)

T. A. Timofeeva

Key words: Encotyllabe, accessory sclerites

SUMMARY

The accessory sclerites in one specimen of adult <code>Encotyllabe</code> sp. are described for the first time. They are considered to be accidental structures normally resorbed in adults of Encotyllabinae. Significance of such apomorphic feature as accessory sclerites in the evolution of capsalids and the cases of their reduction are discussed.